BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 42 — N° 5, 1970 (1971), pp. 919-943.

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE MACROPIPUS MARMOREUS *(LEACH) EN LABORATOIRE*
(Crustacea, Decapoda, Portunidae)

Par Beatriz GOLDSTEIN

Les Crabes de la famille des Portunidae présentent un grand intérêt à cause de leur abondance dans les eaux océaniques et côtières, et de l'importance commerciale de certaines espèces. Cependant, le développement larvaire complet chez le genre *Macropipus* est encore mal connu. Williamson (1910) a décrit les larves de *Macropipus holsatus*, *M. puber* et *M. depurator* (sous le nom de *Portunus*), mais son étude était basée sur du matériel isolé du plancton. Lebour (1928) a étudié, sur des individus trouvés dans le plancton, les larves de *M. corrugatus*, *M. arcuatus*, *M. pusillus*, *M. marmoreus*, *M. holsatus* et *M. depurator.* Le développement larvaire a été complété en laboratoire pour *M. puber* seulement. Chez les espèces américaines de la sous-famille des Macropipinae, Costlow et Bookhout (1966) ont obtenu en laboratoire le développement larvaire d'*Ovalipes ocellatus* et Roberts (1969) celui de *Bathynectes superba.* En ce qui concerne la sous-famille des Portuninae, Costlow et Bookhout (1959) ont élevé en laboratoire les larves de *Callinectes sapidus*, et Prasad et Tampi (1953) ont reconstitué à partir du matériel planctonique les stades larvaires de *Neptunus* (= *Portunus*) *pelagicus.* Williamson (1903) décrit les stades larvaires de *Carcinus maenas* (sous-famille Carcininae). Williams (1968) a obtenu pour la première fois le développement larvaire de *C. maenas* en laboratoire, mais elle n'a pas fait une description détaillée des différents stades.

Nous nous proposons d'apporter ici une contribution à la connaissance du développement larvaire d'un autre crabe Portunidae, *Macropipus marmoreus* (Leach). Son élevage en laboratoire, obtenu pour la première fois, nous a permis de suivre, de l'éclosion jusqu'à la mégalope, les différents stades larvaires et d'étudier les limites de température à laquelle la survivance larvaire est la meilleure.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La femelle ovigère de *Macropipus marmoreus* (Leach, 1816), utilisée pendant cette expérience, a été récoltée par chalutage aux environs de Roscoff (Bretagne). Ce spécimen a été installé dans un bac en eau courante. L'eau utilisée est celle du système propre au laboratoire d'Océanographie biologique (Faculté des Sciences de Paris), à une température de 14° C.

Nous avons suivi jour par jour l'évolution des œufs de la femelle. Nous avons pu constater que la même femelle pouvait être ovigère plusieurs fois consécu-

tives sans muer et dans un état de complet isolement. Ces œufs se développent normalement et nous avons obtenu dans quelques cas des larves viables.

La technique d'élevage utilisée a été décrite dans les travaux de Boschi, Scelzo et Goldstein (1967, 1968, 1969).

Aussitôt après l'éclosion, les larves ont été séparées au hasard et placées dans des boîtes en plastique, munies d'un couvercle, et comportant seize compartiments. Ces larves sont réparties au nombre de cinq par compartiment. Nous avons recueilli 748 larves, que nous avons divisées en trois groupes ; ces derniers ont été soumis à des conditions de température différentes : 14° C, 19° C et 25° C. L'eau utilisée pour l'élevage de ces larves provenait de Roscoff. La salinité variait de 35,10 à 35,30 ‰. L'eau des cultures, préalablement filtrée, était renouvelée quotidiennement. Les larves étaient nourries avec des nauplii vivants d'*Artemia salina*. Nous avons observé chaque compartiment tous les jours afin d'enlever les larves mortes ou de recueillir les exuvies de celles qui avaient mué. Quelques larves vivantes étaient également examinées pour savoir si elles étaient proches ou non de la mue suivante.

Les larves mortes et les exuvies ont été fixées et conservées dans du formol à 4 %. Pour l'étude morphologique, nous avons utilisé des exuvies, des larves fixées et d'autres vivantes. Nous avons fait des préparations temporaires à l'acide lactique additionné de rose de lignine.

Nous avons dessiné des larves entières et leurs appendices préalablement disséqués, en plaçant les préparations dans un micro-projecteur au grossissement voulu, et complété ensuite ces dessins au microscope.

Nous avons mesuré des spécimens de chaque stade larvaire. Les dimensions indiquées sont les suivantes :

L_c = longueur de la carapace, dans sa plus grande longueur à partir du bord externe de l'œil.

L_t = longueur totale, obtenue en additionnant la longueur de la carapace à celle de l'abdomen jusqu'à l'extrémité des lobes du telson ; l'abdomen étant toujours plus ou moins courbé, cette mesure est approximative.

L_e = longueur entre les épines de la carapace, de la pointe de l'épine rostrale à l'extrémité de l'épine dorsale.

RÉSULTATS

Description morphologique des stades larvaires

Nous avons obtenu cinq stades zoé et un stade mégalope dans le développement larvaire de *Macropipus marmoreus*. Nous avons aussi constaté la présence d'un stade pré-zoé, très fugace, qui n'a pas été fixé.

Tous les dessins [1] ont été faits d'après des spécimens élevés à 19° C.

Première zoé (fig. 1a)

Nombre de spécimens étudiés : 12.

L_c = 0,4 mm ; L_t = 1,5 mm ; L_e = 1,1 mm.

Céphalothorax plus ou moins globuleux ; bord postérieur arrondi. Épine dorsale longue et un peu recourbée vers l'arrière ; épine rostrale plus longue que

1. Chaque figure s'accompagne du détail de l'insertion et de la distribution des soies pour chaque appendice.

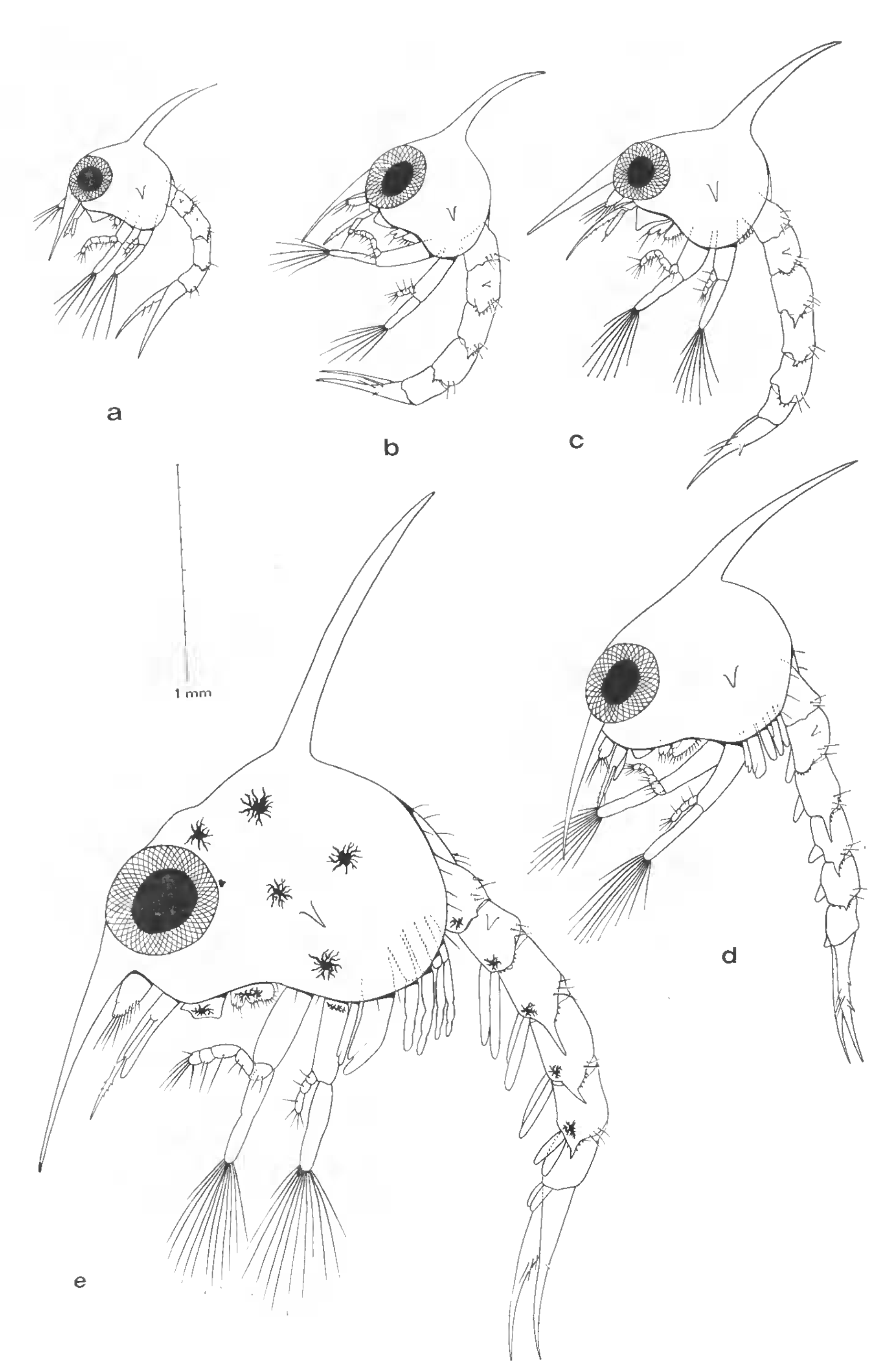


Fig. 1. — *Macropipus marmoreus* : a, première zoé ; b, deuxième zoé ; c, troisième zoé ; d, quatrième zoé ; e, cinquième zoé. La disposition des chromatophores n'est indiquée que sur la figure 1e.

les antennes ; une paire de petites épines latérales. Yeux sessiles. Sixième segment abdominal fusionné avec le telson ; deuxième et troisième segments abdominaux armés d'une paire de petites épines latéro-dorsales dirigées vers le bas. Bord postérieur du deuxième segment portant sur l'angle latéral une paire de processus arrondis avec quatre petites dents ; bord postéro-latéral des troisième et quatrième segments armé d'une paire d'épines avec trois et deux dents respectivement. Telson (fig. 9a) large ; bord postérieur concave avec deux longs lobes, un de chaque côté, armés chacun de trois épines : une plus longue, dorsale, et deux autres plus petites, latéro-basales. Entre ces lobes, six épines, les deux centrales plus courtes, toutes plumeuses.

Antennule (fig. 2a) conique, simple, avec quatre esthétasques et deux soies terminales, toutes lisses.

Antenne (fig. 3a) plus courte que le rostre, composée d'un protopodite se terminant par une longue épine serrulée, sur lequel s'articule un exopodite court, muni de trois soies à son extrémité, dont une beaucoup plus longue.

Mandibules (fig. 4a) asymétriques comme chez la plupart des larves de Décapodes. Elles comprennent chacune un processus incisif et un processus masticatoire ; le palpe manque.

Maxillule (fig. 5a) composée d'un protopodite formé par deux lobes inégaux ou endites et d'un endopodite de deux articles. Coxopodite, ou lobe proximal, bordé de sept épines barbulées ; basipodite, ou lobe distal, armé de deux dents serrulées et de trois soies barbulées, dont deux sont subterminales. Article basal de l'endopodite armé d'une soie distale sur le bord interne ; article distal armé de six soies : quatre terminales et deux subterminales, toutes plumeuses.

Maxille (fig. 6a) composée des coxopodite, basipodite, endopodite et exopodite. Endites coxal et basal bilobés, portant respectivement sept et huit soies ; endopodite, unisegmenté, armé de sept à huit soies, dont trois très petites. Toutes les soies sont barbulées. Exopodite bordé par cinq soies plumeuses ; extrémité postérieure recourbée vers l'arrière et bordée de soies minuscules.

Basipodite du premier maxillipède (fig. 7a) orné de six soies plumeuses sur le bord interne (deux submarginales, plus courtes). Endopodite de cinq articles, avec respectivement : deux, deux, une, deux et cinq soies, dont une subterminale. Exopodite terminé par quatre longues soies plumeuses, natatoires.

Deuxième maxillipède (fig. 8a) avec le basipodite armé de quatre soies sur le bord interne. Endopodite de trois articles portant respectivement une, une et cinq soies. Quatre longues soies plumeuses, terminales, sur l'exopodite.

Le troisième maxillipède, les péréiopodes et les pléopodes ne sont pas encore différenciés.

Deuxième zoé (fig. 1b)

Nombre de spécimens étudiés : 15.

L_c = 0,6 mm ; L_t = 1,8 mm ; L_e = 1,4 mm.

Céphalothorax avec une carapace plus grande mais conservant la même forme qu'au stade précédent. Yeux pédonculés. Abdomen plus long qu'au stade I ; sixième segment encore fusionné avec le telson. Celui-ci (fig. 9b) avec une nouvelle paire de petites épines centrales, internes, sur son bord postérieur. Le nombre total des épines entre les deux lobes latéraux est donc maintenant de huit.

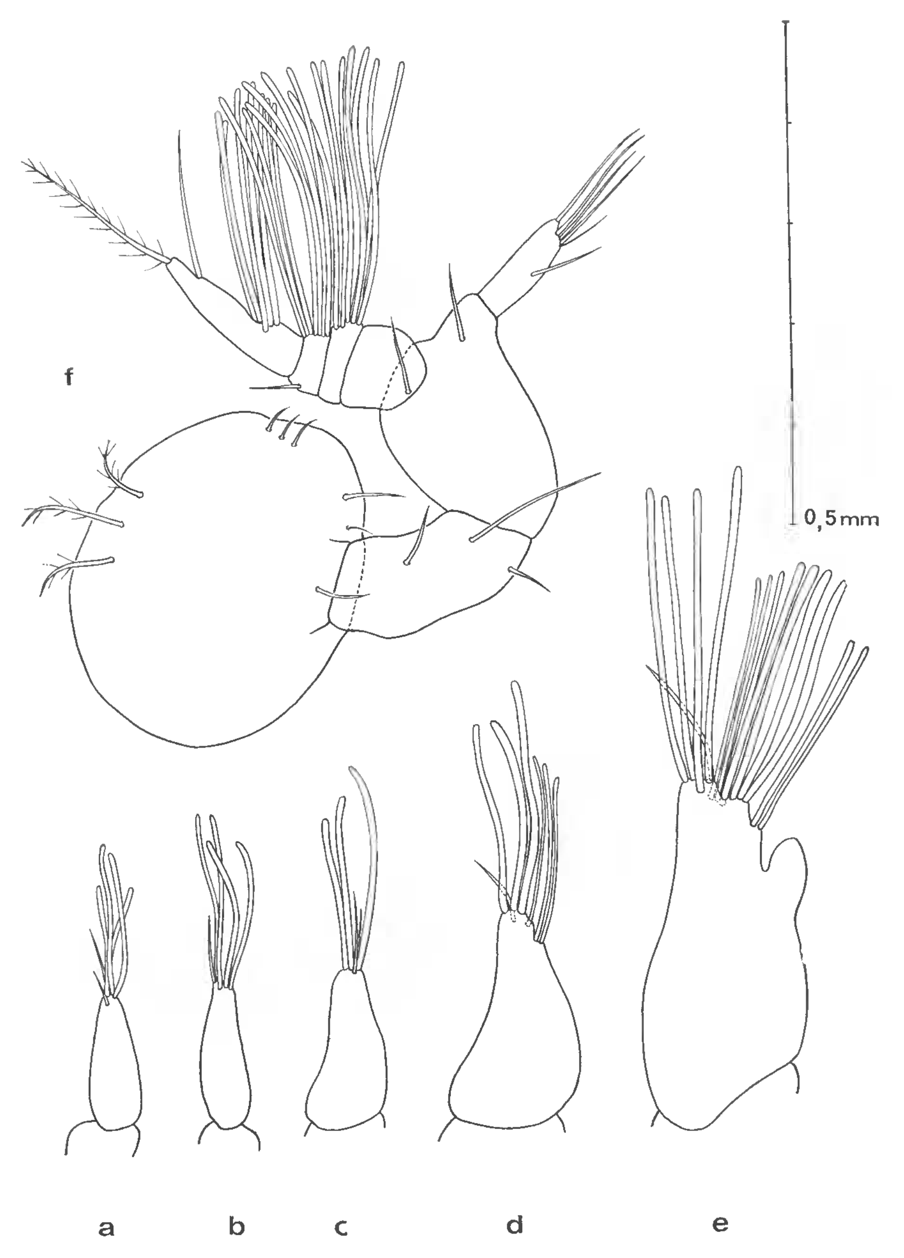


FIG. 2. — *Macropipus marmoreus*, antennule : a, première zoé ; b, deuxième zoé ; c, troisième zoé ; d, quatrième zoé ; e, cinquième zoé ; f, mégalope.

Antennule (fig. 2b) armée de quatre esthétasques et d'une soie.

Antenne (fig. 3b) présentant la même structure qu'au stade précédent, mais avec une ébauche minuscule de l'endopodite.

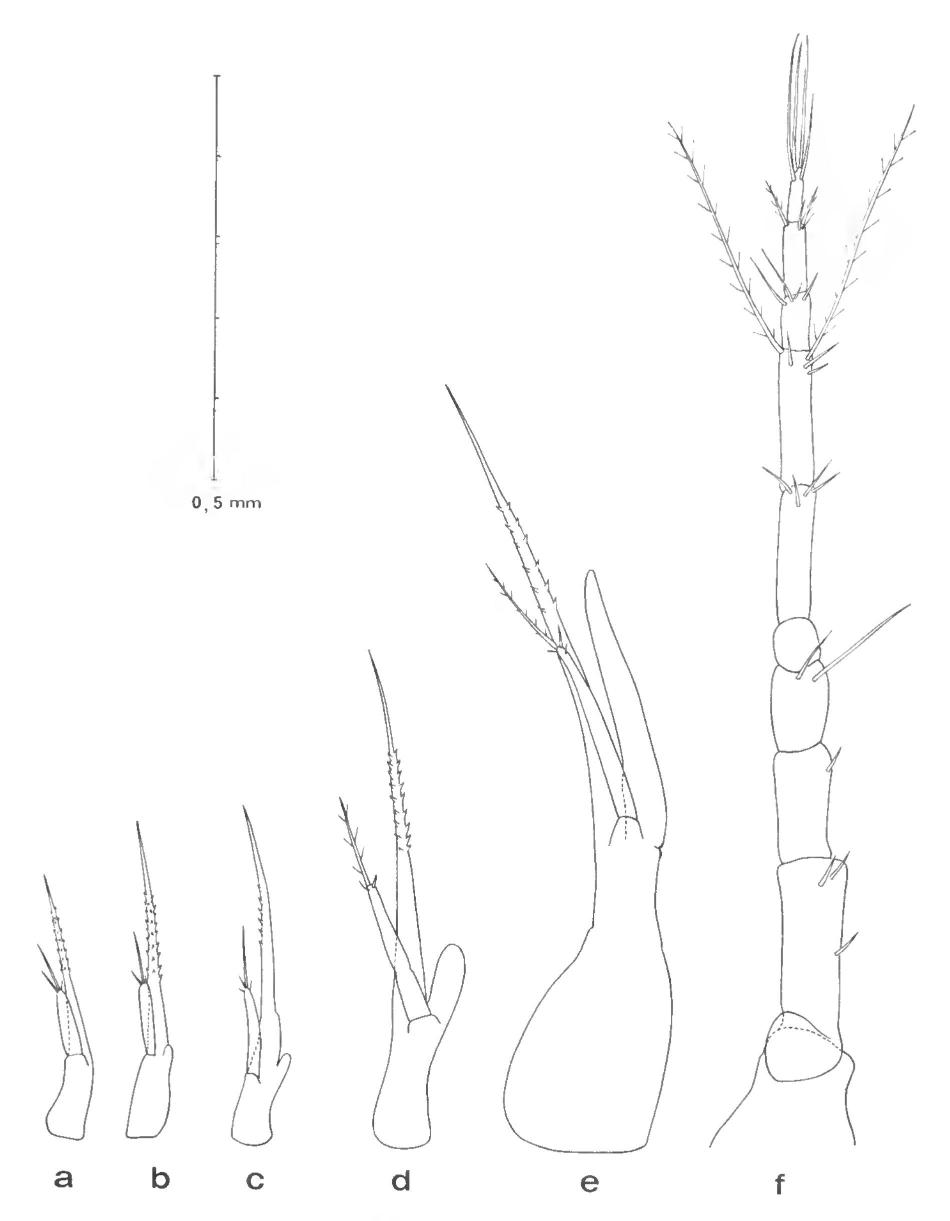


Fig. 3. — *Macropipus marmoreus*, antenne : a, première zoé ; b, deuxième zoé ; c, troisième zoé ; d, quatrième zoé ; e, cinquième zoé ; f, mégalope.

Mandibules (fig. 4b) d'une taille considérablement plus grande qu'au stade 1.

Maxillules (fig. 5b) différant de celles du stade précédent par l'addition de deux dents serrulées et de deux soies barbulées sur le bord du basipodite ; le basipodite a une soie additionnelle près de sa base.

L'exopodite de la maxille (fig. 6b) est bordé de onze soies plumeuses, son extrémité distale, à ce stade, est déjà arrondie.

Basipodite du premier maxillipède (fig. 7b) orné de huit soies sur son bord interne (quatre submarginales plus courtes). Six soies plumeuses terminales sur l'exopodite. L'endopodite a le même nombre de soies qu'au stade I.

Le nombre de soies de l'exopodite du deuxième maxillipède (fig. 8b) est maintenant de six.

Troisième zoé (fig. 1c)

Nombre de spécimens étudiés : 15.

L_c = 0,7 mm ; L_t = 2,3 mm ; L_e = 1,7 mm.

Larve de taille plus grande qu'aux stades préeédents. Bourgeons des appendices thoraciques visibles sous la carapace. Nous avons observé par transparenee les bourgeons des pléopodes dans les segments 2 à 6 de l'abdomen. Telson (fig. 9c) présentant le même plan structural qu'aux stades préeédents ; entre les lobes, on observe l'adjonetion d'une paire d'épines centrales, ce qui porte à dix le nombre total d'épines sur le bord postérieur.

Antennule (fig. 2c) plus grande qu'au stade II et présentant une base plus large.

Le processus épineux de l'antenne (fig. 3c) a une longueur proche de eelle de l'épine rostrale. On observe une courte ébauehe de l'endopodite dans la région basale de cet appendice.

Mandibule (fig. 4c) plus grande, avee augmentation du nombre des dents cornées.

La maxillule (fig 5c) porte neuf épines barbulées sur le eoxopodite ; basipodite armé de six dents serrulées et de quatre soies. L'endopodite conserve le même nombre de soies qu'au stade précédent. Le nombre de soies des endites des maxilles (fig. 6c) n'a pas varié, mais sur le bord du seaphognathite le nombre de soies est passé à treize.

Le premier maxillipède (fig. 7c) porte sur le bord interne de son basipodite dix soies. L'endopodite, des premier et deuxième maxillipèdes (fig. 8c), est orné de huit soies plumeuses.

Quatrième zoé (fig. 1d)

Nombre de spécimens étudiés : 15.

L_c = 0,9 mm ; L_t = 2,8 mm ; L_e = 2 mm.

La taille de la carapaee a beaueoup augmenté, mais son aspeet général est le même qu'aux stades préeédents. Bord postérieur de la carapaee céphalothoraeique avee quelques soies. Les appendiees thoraeiques s'allongent et dépassent la carapace, mais ils ne sont pas fonctionnels. Les segments abdominaux, du deuxième au sixième, portent chaeun une paire de rudiments de pléopodes. Croissanee importante du telson (fig. 9d). Les lobes présentent toujours trois épines chacun et, entre eux, sur le bord postérieur, on trouve dix épines barbulées. La paire la plus externe est à ee stade bordée de fines denticulations.

Antennule (fig. 2d) plus grande qu'au stade III et présentant des esthétasques distribués en deux groupes : trois terminaux et trois subterminaux plus une soie.

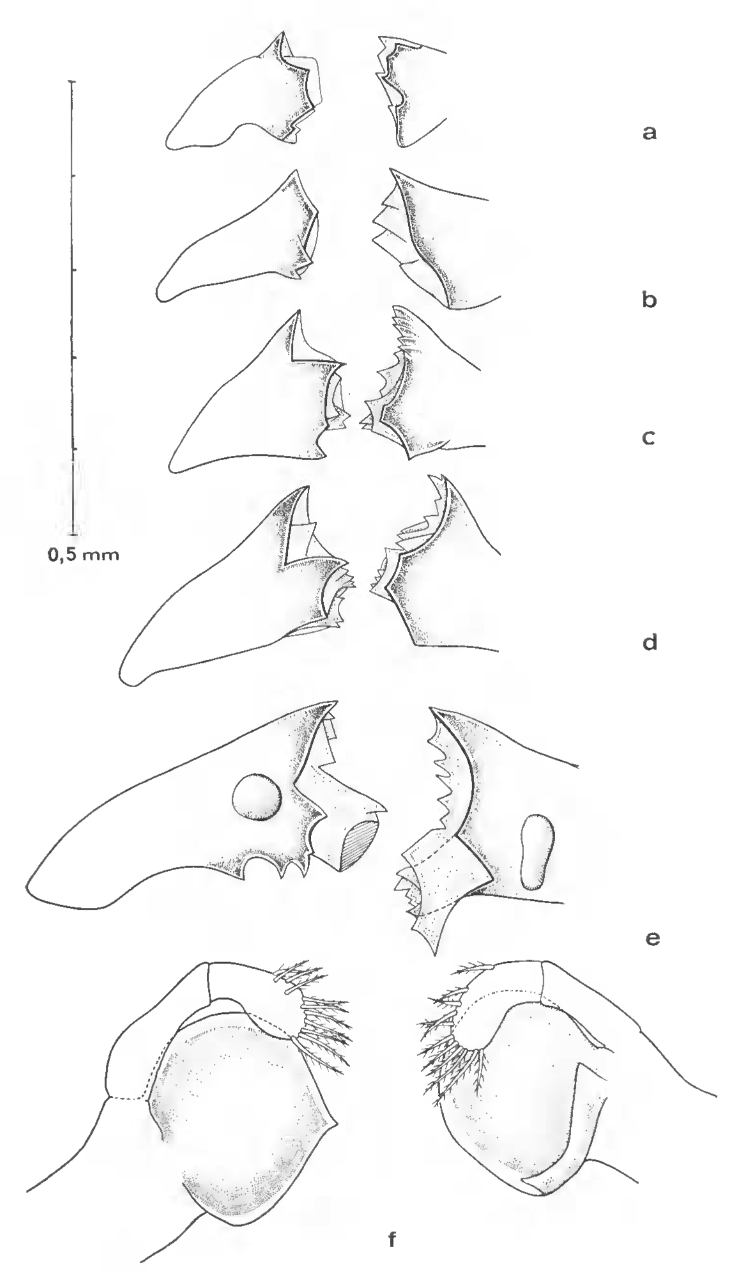


FIG. 4. — *Macropipus marmoreus*, mandibule : a, première zoé ; b, deuxième zoé ; c, troisième zoé ; d, quatrième zoé ; e, cinquième zoé ; f, mégalope.

L'antenne (fig. 3d) s'est allongée mais elle conserve la même structure qu'au stade III ; l'endopodite atteint maintenant presque le milieu du protopodite.

La mandibule (fig. 4d) a sur son bord coupant des dents bien prononcées.

La maxillule (fig. 5d) conserve huit-neuf épines barbulées sur le coxopodite. Basipodite armé de six dents et de six soies (quatre d'entre elles sont subterminales).

Sur la maxille (fig. 6d), le coxopodite a sept soies, le basipodite douze soies fines et une plus forte serrulée. L'endopodite présente huit soies et le bord du scaphognathite approximativement vingt-six.

L'endopodite du premier maxillipède présente maintenant les nombres suivants de soies : deux, deux, une, deux et six.

L'exopodite des premier (fig. 7d) et deuxième (fig. 8d) maxillipèdes porte à ce stade dix soies.

Cinquième zoé (fig. 1e)

Nombre de spécimens étudiés : 12.

$L_c = 1{,}5$ mm ; $L_t = 4$ mm ; $L_e = 3{,}7$ mm.

Tout le bord postérieur de la carapace céphalothoracique est maintenant bordé de soies. Les bourgeons des appendices thoraciques et des pléopodes ont considérablement augmenté de taille. Le bord postérieur du telson (fig. 9e) conserve ses cinq paires d'épines.

L'antennule (fig. 2e) a trois groupes d'esthétasques disposées de la façon suivante : 2, 7 (dont 3 marginaux plus fins), 4 ; on observe en outre une soie terminale, simple.

Endopodite de l'antenne (fig. 3e) maintenant plus long que l'exopodite.

La mandibule (fig. 4e) présente un palpe rudimentaire.

Le coxopodite et l'endopodite de la maxillule (fig. 5e) conservent le même nombre d'épines, mais le basipodite en a maintenant douze, et cinq dents.

La maxille (fig. 6e) a neuf soies sur le coxopodite, dix-sept soies plus une épine sur le basipodite. L'endopodite conserve huit soies. Le scaphognathite est bordé d'environ quarante soies plumeuses.

Exopodite des premier (fig. 7e) et deuxième (fig. 8e) maxillipèdes ornés de douze soies natatoires.

Le troisième maxillipède se présente comme une ébauche biramée glabre.

Pigmentation (fig. 1e)

Le nombre et la disposition des chromatophores ne varient pas au cours des cinq stades zoé. L'épine dorsale a des chromatophores de couleur orange-jaunâtre et le telson est rougeâtre.

On observe, sur la carapace et au-dessous, des chromatophores marron disposés de la façon suivante :

sur la carapace :

— une paire dorsale à la base de l'épine dorsale,

— trois paires latérales : l'une postérieure à l'œil ; l'autre au-dessous de l'épine latérale, au niveau de l'insertion des maxillipèdes ; la troisième au-dessus de l'épine latérale,

— une paire latéro-ventrale sur chacun des segments abdominaux 1 à 5,

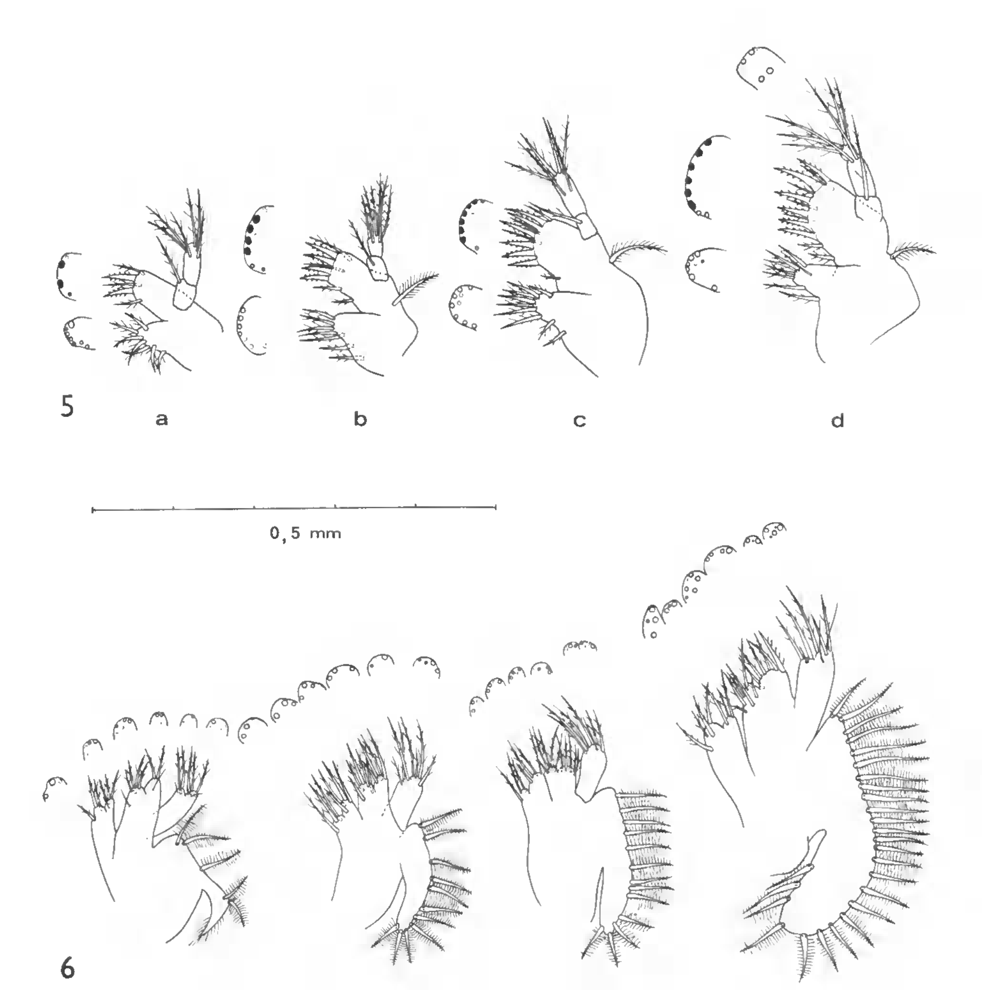


Fig. 5. — *Macropipus marmoreus*, maxillule : a, première zoé ; b, deuxième zoé ; c, troisième zoé ; d, quatrième zoé.
Fig. 6. — *Macropipus marmoreus*, maxille : a, première zoé ; b, deuxième zoé ; c, troisième zoé ; d, quatrième zoé.

— des chromatophores isolés sur le labre, la mandibule et le basipodite des deuxièmes maxillipèdes ;

au-dessous de la carapace :

— une paire dorsale, en arrière de l'œil,
— une paire entre l'épine latérale et l'œil.

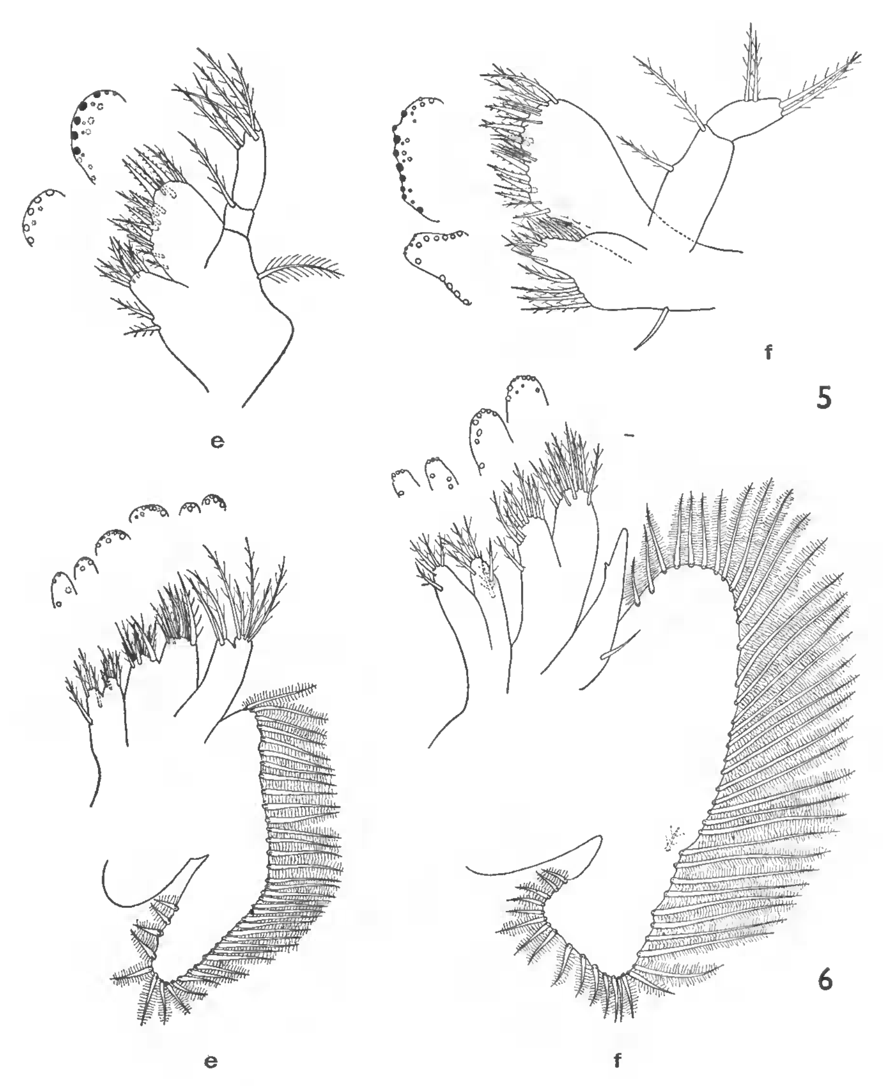


Fig. 5. — *Macropipus marmoreus,* maxillule : e, cinquième zoé ; f, mégalope.
Fig. 6. — *Macropipus marmoreus,* maxille : e, cinquième zoé ; f, mégalope.

Mégalope (fig. 10)

Nombre de spécimens étudiés : 12.

Dimensions : longueur de la carapace = 1,8 mm ; longueur de l'abdomen = 2 mm ; longueur de la main du chélipède = 0,4 mm.

Le céphalothorax est globuleux dans l'ensemble. Le rostre se termine par un processus épineux, dirigé vers le bas. La carapace est ornée de trois tubercules arrondis : une paire dans la région antérieure, un peu en arrière des yeux, et

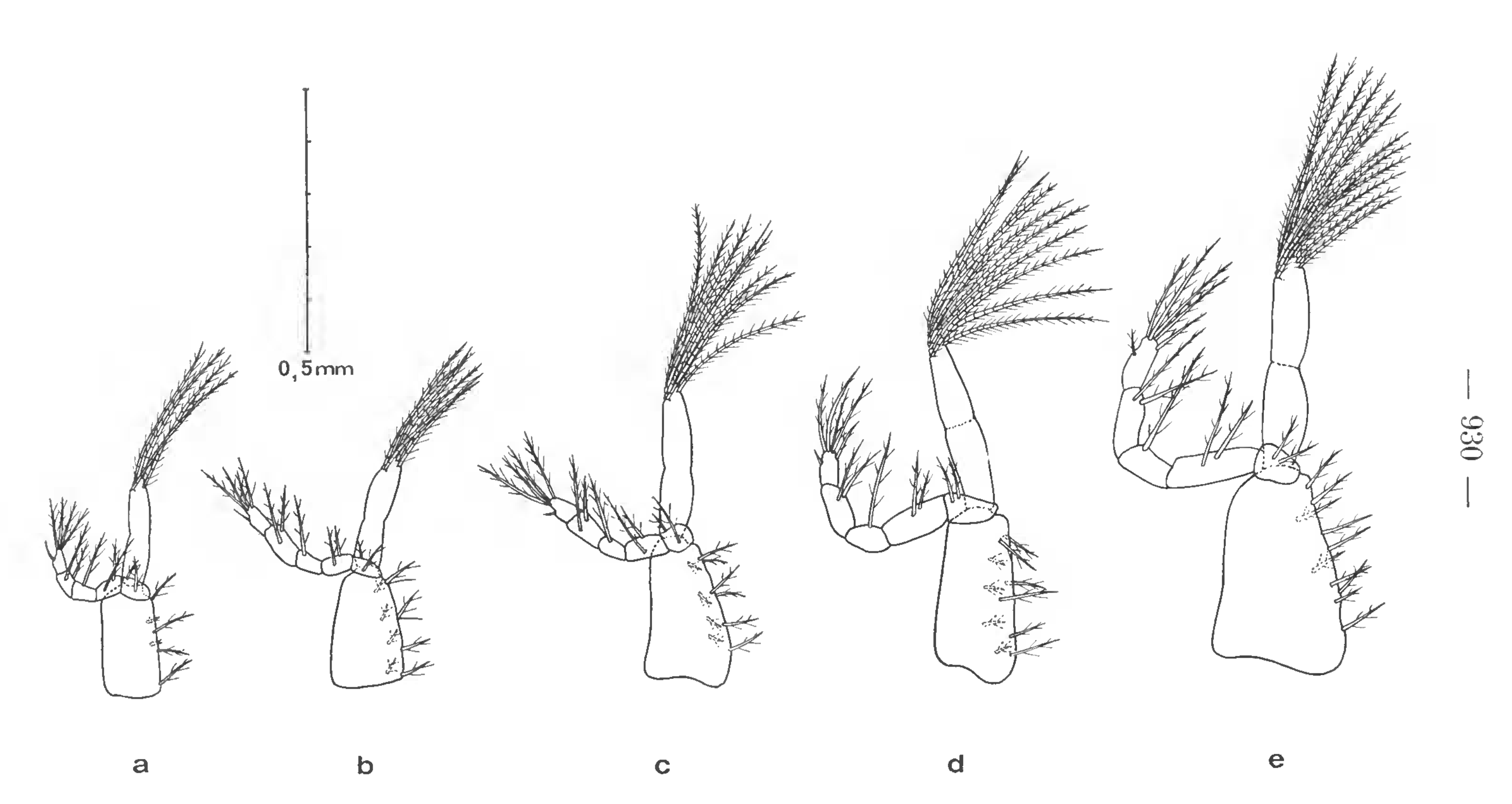


Fig. 7. — *Macropipus marmoreus*, premier maxillipède : a, première zoé ; b, deuxième zoé ; c, troisième zoé ; d, quatrième zoé ; e, cinquième zoé.

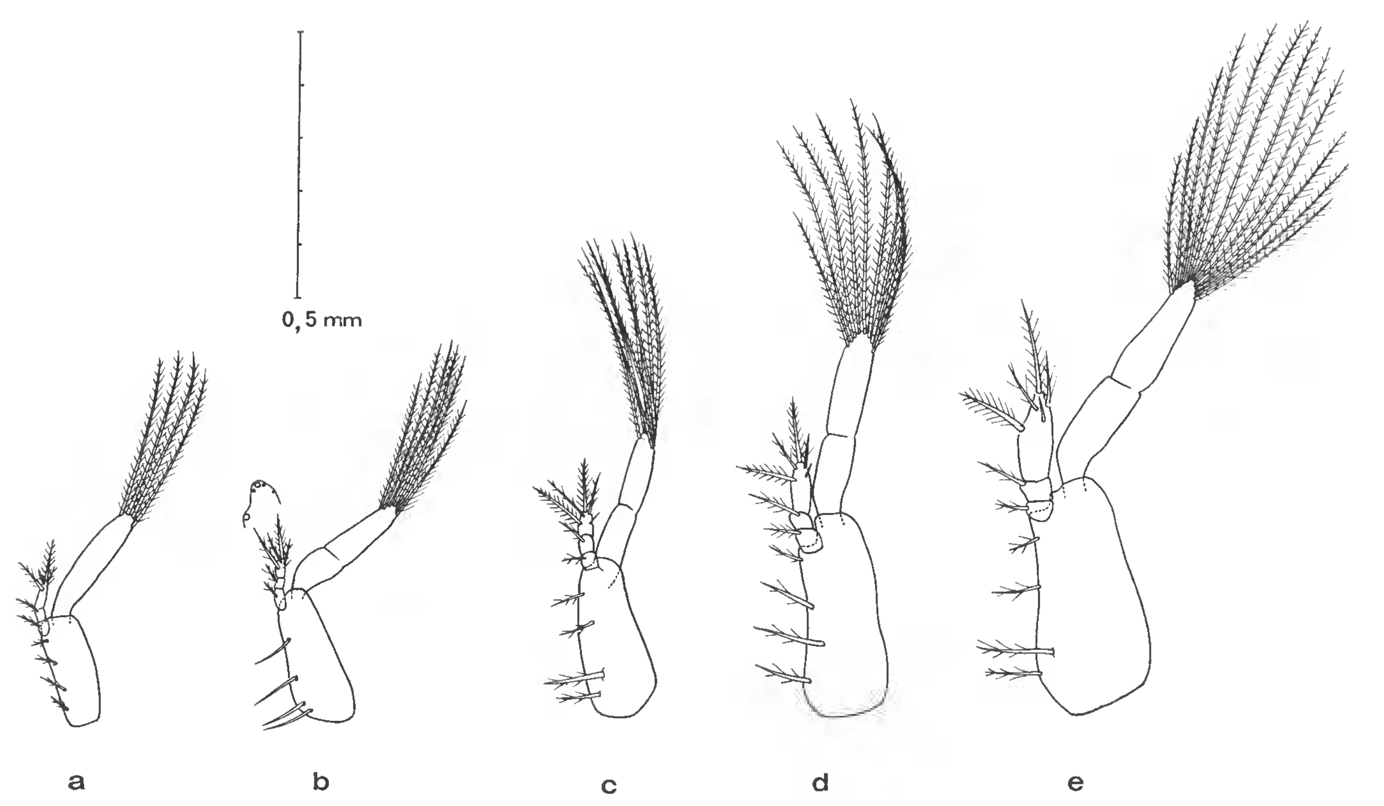


Fig. 8. — *Macropipus marmoreus*, deuxième maxillipède : a, première zoé ; b, deuxième zoé ; c, troisième zoé ; d, quatrième zoé ; e, cinquième zoé.

le troisième, médian, à l'extrémité postérieure. Elle est couverte, comme les appendices thoraciques, de nombreux poils courts. L'abdomen est segmenté et présente des pléopodes sur les segments 2 à 6. Le telson (fig. 11) porte ventralement quatre paires de courtes soies, plus une fine soie médiane sur le bord postérieur.

Antennule (fig. 2f) composée d'un pédoncule et de deux flagelles. Le flagelle inférieur est simple et porte cinq soies terminales et une médio-latérale. Le flagelle supérieur est composé de quatre articles, avec des esthétasques distribués de la façon suivante : 1, 8, 8, 5 plus deux soies (terminale et subterminale).

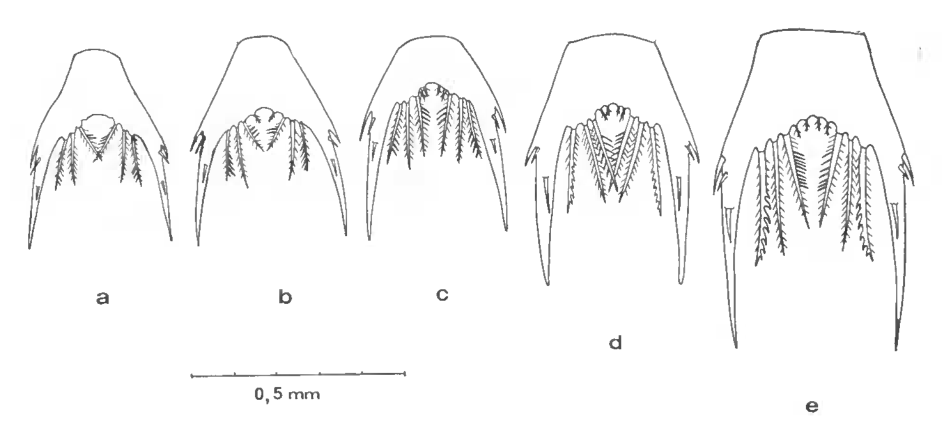


Fig. 9. — *Macropipus marmoreus*, telson : a, première zoé ; b, deuxième zoé ; c, troisième zoé ; d, quatrième zoé ; e, cinquième zoé.

Sur l'antenne (fig. 3f) l'exopodite et le processus épineux ont disparu. Il reste le protopodite, plus un flagelle de six articles.

La mandibule (fig. 4f) présente un palpe bisegmenté avec onze soies sur le segment distal.

Coxopodite et basipodite de la maxille (fig. 6f) bilobés ; le premier porte onze à douze soies et le second dix-sept à dix-huit soies. L'endopodite présente une très petite soie basale. L'exopodite laminé de la maxille, ou scaphognathite, présente approximativement cinquante soies plumeuses.

Protopodite du premier maxillipède (fig. 11a) bilobé, avec dix-huit petites soies barbulées sur l'endite coxal et trente-huit sur l'endite basipodial. Endopodite unisegmenté et portant deux soies à la base et cinq soies terminales. Exopodite bisegmenté avec quatre soies sur le premier article et cinq sur l'article distal, dont quatre terminales. L'épipodite, allongé, triangulaire, porte approximativement quatorze soies à son extrémité distale et trois soies latéro-basales.

Le deuxième maxillipède (fig. 11c) a un exopodite formé de deux articles, avec cinq soies terminales sur l'article distal. Endopodite de quatre articles avec une soie sur le premier, deux soies sur le deuxième, huit sur le troisième, et neuf sur le dernier. Le coxopodite porte cinq à six soies.

Endopodite du troisième maxillipède (fig. 11b) constitué de cinq articles et plus long que l'exopodite. Basischiopodite orné de trente soies sur le bord

interne et de neuf sur la face dorsale. On compte neuf soies sur le mérus, huit sur le carpe, le propode et le dactylopodite. Exopodite bisegmenté avec deux soies sur le premier segment et cinq soies terminales sur le second. Épipodite allongé et aplati avec huit longues soies sur la moitié distale et sept soies basales plus courtes. Les chélipèdes et les quatre autres paires de péréiopodes sont fonctionnels et de structure normale. Le premier péréiopode présente sur le basis-ischion une épine en forme de crochet, recourbée postérieurement. Sur les péréiopodes 2 à 4, cette épine en crochet se trouve sur l'article coxal. Le dactylopodite du cinquième péréiopode est aplati et porte trois longues soies incurvées qui se projettent vers l'intérieur.

Les uropodes (fig. 11d) comprennent deux articles : le premier est armé d'une soie externe et l'article distal a huit soies distribuées sur son bord externe et postérieur.

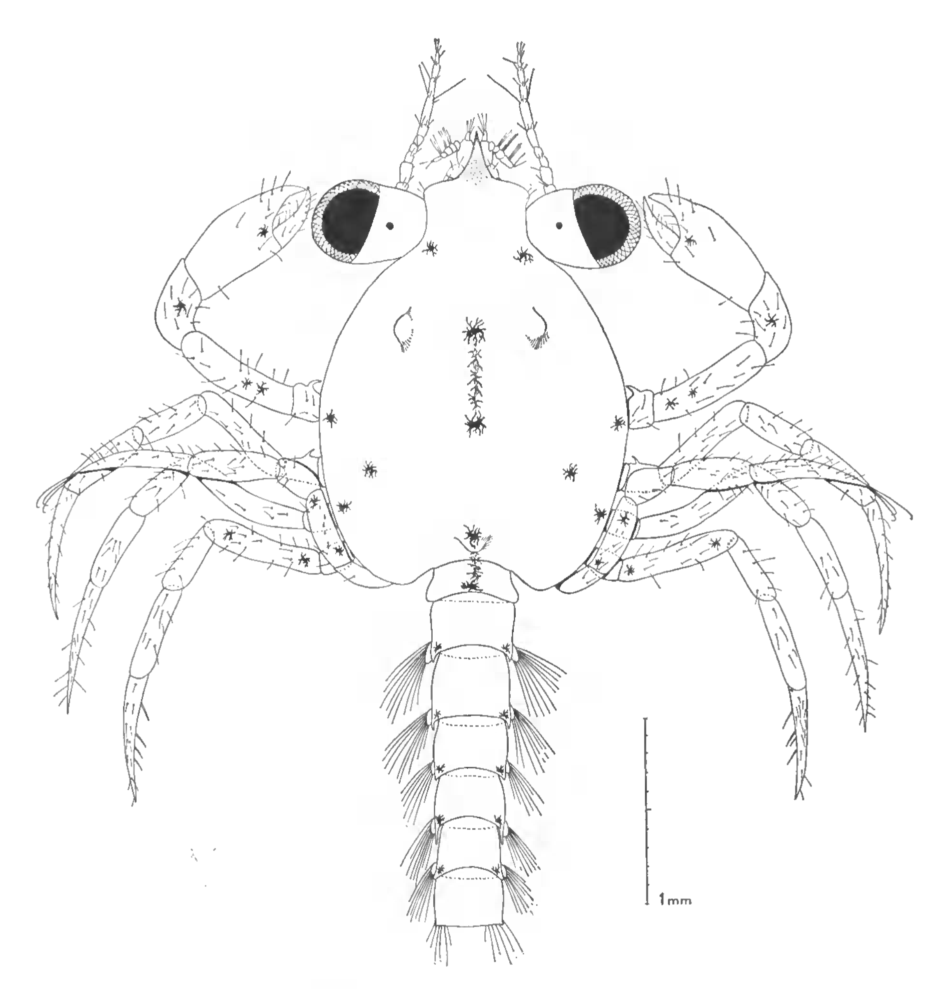


Fig. 10. — *Macropipus marmoreus*, mégalope, vue dorsale.

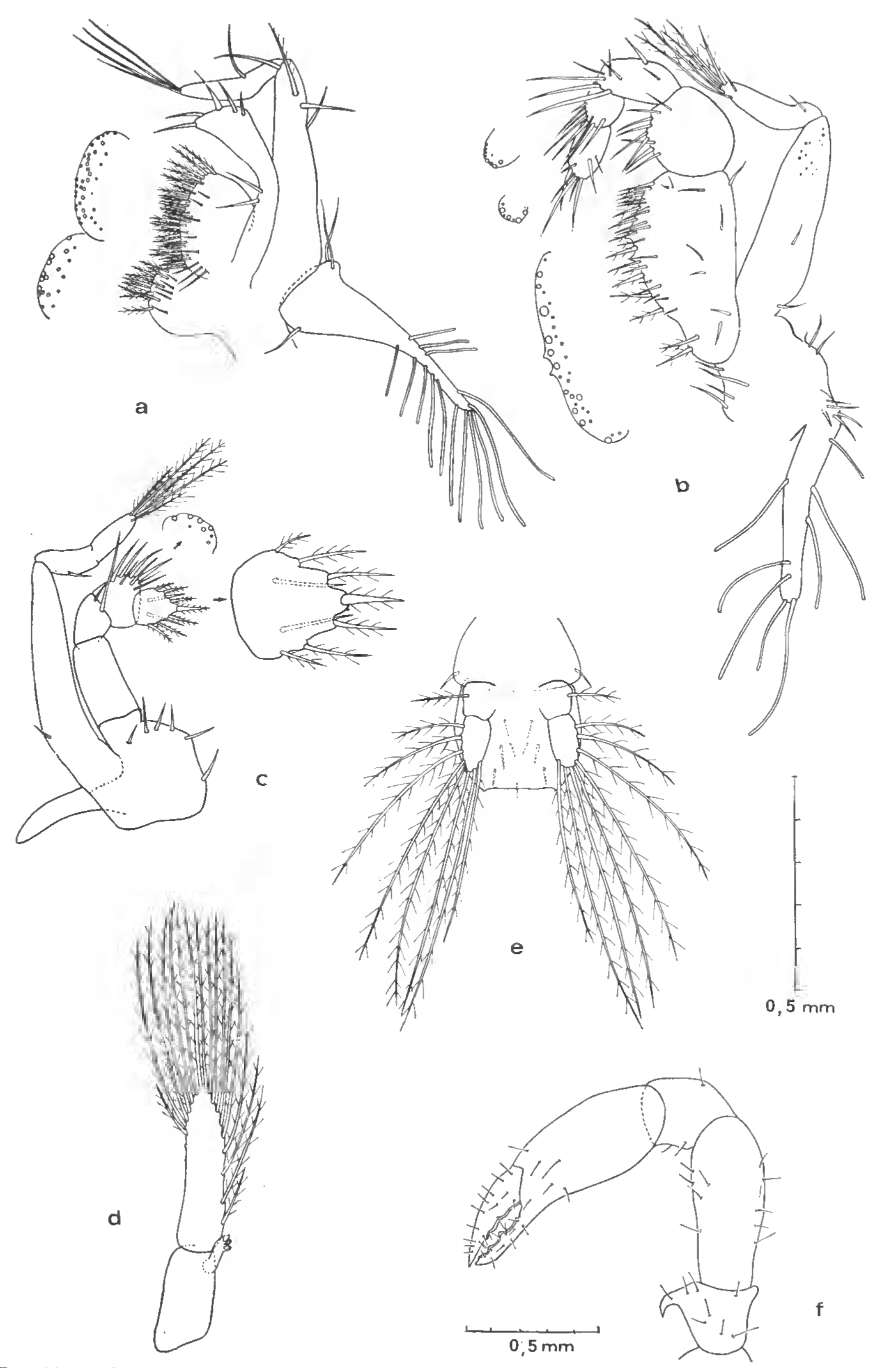


Fig. 11. — *Macropipus marmoreus*, appendices de la mégalope : a, premier maxillipède ; b, troisième maxillipède ; c, deuxième maxillipède ; d, premier plèopode ; e, telson et uropodes ; f, premier péreiopode.

Pigmentation (fig. 10)

Chez la mégalope, les chromatophores sont disposés de la façon suivante :

sur la carapace :

— une paire dorsale, de part et d'autre de la base du rostre,

— trois paires latérales, au niveau de l'insertion des trois premiers péréiopodes,

— une paire de chromatophores à l'angle postéro-latéral de chaque segment abdominal 3 à 6 ;

au-dessous de la carapace :

— deux chromatophores médians, dans la région antérieure du céphalothorax,

— un chromatophore médian, immédiatement en avant du bord postérieur du céphalothorax,

— un chromatophore médian sur le premier segment abdominal.

Tableau I. — Dimensions des différents stades larvaires

Stades larvaires	Lc	Lt	Le
Première zoé	0,4 mm	1,5 mm	1,1 mm
Deuxième zoé	0,6 mm	1,8 mm	1,4 mm
Troisième zoé	0,7 mm	2,3 mm	1,7 mm
Quatrième zoé	0,9 mm	2,8 mm	2,0 mm
Cinquième zoé	1,5 mm	4,0 mm	3,7 mm

On peut constater sur ce tableau que la longueur totale des zoés passe de 1,5 mm en moyenne chez la zoé I à 4 mm chez la zoé V. La croissance larvaire est régulière du premier au quatrième stade (0,3 et 0,5 mm) et beaucoup plus importante lors de la mue de la zoé IV à la zoé V (1,3 mm).

Développement larvaire

Les expériences d'élevage de *Macropipus marmoreus* dans les conditions de laboratoire ont donné des résultats bien différents suivant la température utilisée.

Les seuls résultats satisfaisants ont été obtenus à 19°C où, après le stade fugace de prézoé, cinq stades zoés et un stade mégalope ont été normalement observés.

Tableau II. — Nombre de larves de *Macropipus marmoreus* élevées au laboratoire, durée moyenne de chaque stade, mortalité et survivance (température = 19°C)

Stades larvaires	Nbre de larves vivantes	Nbre de larves mortes	% de larves vivantes de chaque stade par rapport au nombre initial de zoés	Durée en jours		
				Min.	Moy.	Max.
Première zoé	397 (100 %)	156 (39,2 %)	—	9	10	13
Deuxième zoé	243 (60,8 %)	67 (17 %)	60,8	6	10	12
Troisième zoé......	174 (83 %)	25 (12 %)	44	5	8	12
Quatrième zoé	147 (78 %)	24 (13,1 %)	37	5	8	13
Cinquième zoé	121 (86,9 %)	25 (18 %)	30,5	5	9	12
Mégalope	94 (82 %)	—	23,7	—	—	—

Ce tableau montre que le développement larvaire complet, à cette température, s'effectue en 45 jours en moyenne.

La durée de stade mégalope n'a pu être fixée, ni le premier stade crabe obtenu, en raison d'une panne d'électricité ayant provoqué une hausse de température et la mort de tout l'élevage.

On constate que la mortalité la plus forte se situe au cours du premier stade larvaire (39,2 %).

À 25°C (tableau III) les larves n'ont pas dépassé le troisième stade larvaire.

Tableau III. — Nombre des larves de *Macropipus marmoreus* au laboratoire, durée moyenne de chaque stade, mortalité et survivance (température = 25°C)

Stades larvaires	Nombre de larves vivantes	Nombre de larves mortes	Durée en jours		
			Min.	Moy.	Max.
Première zoé	158 (100 %)	131 (90,4 %)	10	10	13
Deuxième zoé..........	17 (9,6 %)	16 (94,1 %)	9	9	14
Troisième zoé	1 (9,9 %)	1	—	—	—

Sur 256 larves mises en élevage à 14°C, 193 étaient mortes quinze jours après l'éclosion et toutes les autres étaient restées au stade I. Nous avons alors progressivement élevé la température de 14°C à 19°C. Trois jours plus tard, presque toutes les larves avaient mué au deuxième stade.

Nous pensons que la simple variation de température peut avoir une influence dans le déclenchement de cette mue, mais il est plus probable que la température

plus élevée a joué un rôle au moins aussi important. L'absence de témoins nous a empêché provisoirement de conclure sur ce point.

Nous avons étudié le développement de ces larves ayant subi un changement de température à l'aide des exuvies, de telle manière que la larve a pu poursuivre son développement, en général normal.

Chez les larves ayant subi un changement de température au début de leur développement, nous avons observé parfois un stade larvaire supplémentaire, c'est-à-dire : six stades zoé et un stade mégalope. Dans quelques cas, ce sont des stades intermédiaires ou inter-stades, dans d'autres il s'agit d'un stade intervenant juste avant la mégalope, stade que nous dénommons « superstade ». Nous ne citons ici que les données les plus importantes sur ces « interstades » (l'ensemble détaillé des caractéristiques trouvera sa place dans un travail ultérieur). Du point de vue morphologique donc, les « inter-stades » se caractérisent la plupart du temps par un nombre « anormal » de soies sur l'exopodite des maxillipèdes. Nous pouvons citer ici quelques exemples :

1) « Inter-stade » I (entre les 2e et 3e stades) : 7 soies sur l'exopodite de chaque maxillipède.

2) « Inter-stade » II (entre les 3e et 4e stades) : 9 soies sur l'exopodite de chaque maxillipède.

3) « Inter-stade » III (entre les 4e et 5e stades) : 11 soies sur l'exopodite de chaque maxillipède.

Mais nous avons aussi trouvé des zoés dont le nombre des soies diffère entre les maxillipèdes droit et gauche, ou entre la première et la deuxième paire de maxillipèdes.

4) « Inter-stade » III (entre les 4e et 5e stades) : premier maxillipède droit : 11 soies ; premier maxillipède gauche : 12 soies.

5) « Inter-stade » III (entre les 4e et 5e stades) : premier maxillipède droit : 12 soies ; premier maxillipède gauche : 11 soies.

Dans le cas où le développement présentait un stade supplémentaire entre la cinquième zoé et la mégalope (« super-stade »), la sixième zoé présentait quatorze soies sur l'exopodite des maxillipèdes.

DISCUSSION

L'étude du développement de *Macropipus marmoreus* nous permet de dégager quelques-uns de ses aspects les plus importants et de comparer nos résultats à ceux qui ont été obtenus jusqu'à présent chez d'autres espèces du genre ou de la famille.

Parmi les caractères importants du développement larvaire de *Macropipus marmoreus* du point de vue morphologique, il apparaît que l'antennule, l'antenne et la mandibule ne changent pas de structure fondamentale au cours des cinq stades zoé. L'ébauche du flagelle ventral de l'antennule apparaît au cinquième stade tandis que l'antenne acquiert un rudiment de flagelle, dès le deuxième stade, qui augmente de taille aux stades suivants jusqu'à la cinquième zoé où il dépasse la longueur de l'exopodite. Le rudiment du palpe mandibulaire n'apparaît qu'au cinquième stade. Ces appendices céphaliques subissent un changement fondamental de structure au cours de la mue aboutissant à la mégalope, tandis que la maxillule et la maxille conservent leur structure pen-

dant tout le développement, mégalope incluse. Nous avons seulement observé un accroissement du nombre de soies entre les stades successifs. Au stade mégalope, l'endopodite de la maxille, lui, a une structure plus simple que chez les zoés et ne porte pas de soies. Sur les appendices thoraciques, nous avons observé une augmentation de la sétation des maxillipèdes 1 et 2. Sur les exopodites de ces appendices, nous avons observé l'apparition de deux nouvelles soies plumeuses natatoires à chaque stade. On a donc quatre soies au stade I, six au stade II, huit au stade III, dix au stade IV et douze au stade V, ceci étant une caractéristique assez générale parmi les Brachyryncha. Le nombre de soies des différents segments de l'endopodite du premier maxillipède reste constant, sauf sur le cinquième article où s'ajoute une soie supplémentaire au quatrième stade larvaire. Lors de la mue à la mégalope, les maxillipèdes changent de structure ; les exopodites perdent leur fonction natatoire. Le troisième maxillipède et les péréiopodes augmentent de taille d'un stade à l'autre, mais ils ne sont fonctionnels qu'au stade mégalope, qui acquiert ainsi la morphologie typique d'un crabe juvénile. La mue aboutissant à la mégalope modifie profondément la morphologie de l'abdomen. Les quatre paires de pléopodes acquièrent une fonction natatoire, alors que chez les zoés ils n'étaient que des bourgeons inermes et non fonctionnels, mais présentant la même disposition que chez la mégalope. Sur le telson, nous avons observé une augmentation du nombre des épines sur le bord postérieur : six chez la première zoé, huit chez la deuxième et dix chez les troisième, quatrième et cinquième. Le nombre des épines latérales reste toujours égal à trois paires.

Thompson (1835a) a obtenu l'éclosion de *Macropipus marmoreus* en laboratoire mais, comme l'a déjà signalé Lebour (1928), son dessin de la première zoé ne suffit pas à caractériser une larve du genre *Macropipus* ; il peut correspondre à n'importe quelle larve de Brachyura présentant des épines latérales sur la carapace. D'autre part, Thompson n'a pas dessiné les épines latérales des lobes latéraux du telson. Enfin, il a figuré une mégalope qui n'est pas forcément de la même espèce.

Les seules descriptions valables des larves de *Macropipus marmoreus* ont été faites par Lebour (1928), mais elle n'a obtenu que le deuxième stade en laboratoire et a reconstitué les stades restants à partir du matériel planctonique. Cet auteur a brièvement décrit les différents stades larvaires et donné une illustration du seul premier stade larvaire, montrant en détail la disposition des chromatophores. Lebour ne donne aucune description des appendices des zoés.

Par rapport à *Macropipus puber*, dont le développement larvaire a été obtenu en laboratoire (Lebour, 1928), les larves de *M. marmoreus* présentent une taille moindre, une carapace plus aplatie dorso-ventralement, une épine dorsale plus courte et plus recourbée vers l'arrière. Elles conservent durant tous les stades les trois paires d'épines latérales des lobes latéraux du telson. L'absence de description des appendices de *M. puber* rend impossible toute comparaison entre les appendices des deux espèces.

Les travaux plus complets effectués dans d'autres genres de la sous-famille des Macropipinae nous permettent d'établir des caractères différentiels des genres *Macropipus*, *Bathynectes* et *Ovalipes*. Nous avons utilisé, pour le genre *Bathynectes*, les données du travail de Roberts (1969) sur *B. superba* et, pour *Ovalipes*, celles de Costlow et Bookhout (1969) sur *O. ocellatus* (cf. tableau IV).

Tableau IV. — Différences morphologiques entre les zoés des genres de la sous-famille des Macropipinae

Caractéristiques morphologiques	*Macropipus*	*Bathynectes*	*Ovalipes*
Carapace céphalo-thoracique			
épine dorsale	plus courte	plus longue	plus longue
épine rostrale	plus courte	plus longue	beaucoup plus longue
épines latérales	moins longues	plus longues	moins longues
Abdomen			
épines postéro-latérales			
segment 2	une paire de processus arrondis avec 6 dents	une paire d'épines très courtes	une paire d'épines très courtes
segment 3	une paire de longues épines avec 3 dents	une paire d'épines longues	une paire d'épines longues
segments 4 et 5	épines courtes avec 3 et 2 dents	épines courtes	épines longues
épines latérales			
segment 2	une paire chez les zoés I à V	*idem*	*idem*
segment 3	une paire au stade I seulement	une paire chez les zoés I à V	une paire chez les zoés I à V
segment 4	absentes	absentes	une paire de longues épines chez les zoés I à IV
segment 5	absentes	absentes	une paire chez les zoés I à V

Caractéristiques morphologiques	*Macropipus*	*Bathynectes*	*Ovalipes*
Telson			
nombre d'épines entre les 2 lobes latéraux	stade I : 6 stade II : 8 stade III : 10 stade IV : 10 stade V : 10	stade I : 6 stade II : 6 stade III : 8 stade IV : 10 stade V : 10	stade I : 6 stade II : 6 stade III : 8 stade IV : 8 stade V : 10
nombre d'épines sur les lobes latéraux épines latérales	2 paires égales	2 paires mais la 1re beaucoup plus longue	2 paires égales
épines dorsales	une paire	*idem*	absentes

En ce qui concerne les mégalopes, l'on note l'existence de trois tubercules sur la carapace chez *Macropipus marmoreus*, absents chez *Ovalipes* ; chez *Macropipus* on observe une épine en crochet sur les coxae des péréiopodes 2-5, absente chez *Ovalipes*. La mégalope de *Bathynectes* n'a pas été obtenue.

Tableau V. — Différences entre *Macropipus* (Macropipinae) et *Callinectes* et *Portunus* (Portuninae)

	Macropipus	*Callinectes*	*Portunus*
ZOÉ nombre de stades	5	7 (8)	3
épines latérales des segments abdominaux 2 et 3	celles du 3e segment disparaissent au stade II	présentes pendant tout le développement larvaire	présentes pendant tout le développement larvaire
nombre d'épines latérales sur les lobes latéraux du telson	2 paires	1 paire	1 paire
MÉGALOPE « cornua »	absente	présente	présente
épines en crochet sur le basi-ischion des chélipèdes	présentes	présentes	absentes

Les différences relevées entre le genre *Macropipus* (Macropipinae) et les genres *Callinectes* et *Portunus* qui appartiennent à la sous-famille des Portunidae sont résumées dans le tableau V. Nous les avons établies à l'aide des travaux de COSTLOW et BOOKHOUT (1959) pour *Callinectes* et de PRASAD et TAMPI (1953) pour *Portunus* (sous le nom de *Neptunus*). Les données de ces derniers auteurs ne sont cependant pas certaines, leurs observations étant basées sur du matériel planctonique.

Les différences entre *Macropipus* et *Carcinus* (sous-famille des Carcininae) ont déjà été soulignées par LEBOUR (1928) : le développement larvaire de *Carcinus* comporte quatre stades zoé et un stade mégalope. Les épines latérales de la carapace et les épines postéro-rostrales des segments abdominaux 3-5 manquent. Il n'y a pas de tubercules sur la carapace de la mégalope.

Conclusions

1. Le développement larvaire complet de *Macropipus marmoreus* (Leach, 1816), en laboratoire, comprend cinq stades zoé et un stade mégalope.

2. Le développement larvaire de l'éclosion jusqu'à la mégalope dure en moyenne 45 jours à 19°C.

3. A 19°C les larves ont atteint le stade mégalope. A 25°C elles n'ont pas dépassé la 3e zoé. Des stades supplémentaires ont été observés chez les larves élevées d'abord à 14°C et qui ont subi une hausse de température au cours du stade I. Il s'agissait de stades intermédiaires ou « interstades » ou bien de « superstades ».

4. Les larves du genre *Macropipus* peuvent être distinguées de celles des autres Macropipinae, *Bathynectes* et *Ovalipes*, par les caractères suivants : les épines dorsale, rostrale et latérales sont plus courtes ; chaque segment abdominal a une armature épineuse différente ; les épines latérales du troisième segment abdominal ne sont présentes qu'au stade I. Le telson présente dix épines entre les lobes latéraux à partir du stade III ; la première paire d'épines latérales des lobes du telson est plus courte.

5. Les larves de la sous-famille des Macropipinae (*Macropipus*) peuvent être séparées de celles de la sous-famille des Portuninae par les caractères suivants : il y a cinq stades zoé ; les épines latérales du deuxième segment abdominal disparaissent au stade II ; il y a deux paires d'épines latérales sur les lobes latéraux du telson ; chez la mégalope, la « cornua » manque.

6. Les larves de la sous-famille des Macropipinae (*Macropipus*) peuvent être séparées de celles de la sous-famille des Carcininae (*Carcinus*) par les caractères suivants : le développement larvaire comprend cinq stades zoé ; il y a des épines latérales sur la carapace des zoés ; on observe des épines postéro-latérales sur les segments abdominaux des zoés. Il y a trois tubercules sur la carapace de la mégalope.

Remerciements

Le présent travail a été effectué à la Faculté des Sciences de Paris où nous avons pu mettre en place nos élevages. Nous assurons de notre gratitude le Professeur Pierre DRACH, Directeur du Laboratoire d'Océanographie biologique

(Faculté des Sciences) qui nous a accordé toutes les facilités de travail désirables et nous a apporté une aide toujours compréhensive.

Nous tenons à remercier M. Roland Bourdon qui a bien voulu nous envoyer les crabes ovigères utilisés au cours de cette recherche.

Nous remercions également le Professeur M. Vachon (Directeur du Laboratoire de Zoologie, Arthropodes, du Muséum national d'Histoire naturelle), ainsi que M. Jacques Forest (Professeur du Laboratoire des Crustacés) qui nous a accueillie dans le Département des Crustacés et à qui nous devons la détermination de notre matériel.

M[me] de Saint-Laurent qui nous a aidée de ses conseils et a révisé notre manuscrit a droit à tous nos remerciements.

Notre gratitude s'adresse également au personnel technique de la Faculté des Sciences et du Muséum national d'Histoire naturelle, notamment à M[lle] Panouse pour sa participation dans la préparation technique des illustrations, ainsi qu'à M[me] Daniel et M[lle] Matet pour leur soutien.

Enfin, ces remerciements seraient incomplets si nous ne citions ici notre Maître le Dr E. E. Boschi (Directeur de l'Institut de Biologie marine de Mar del Plata, Argentine) qui nous a guidée dans nos premières recherches.

Résumé

Les larves de *Macropipus marmoreus* (Leach, 1816) ont été élevées en laboratoire de l'éclosion jusqu'à la mégalope.

Les larves ont été soumises à des conditions de température différentes (14° C, 19° C et 25° C) et nourries avec des nauplii d'*Artemia salina*. Des illustrations de chaque stade larvaire sont données et tous les appendices décrits et figurés en détail. Nos descriptions sont suivies de comparaisons morphologiques entre les stades de développement de divers Portunidae : d'une part entre *Macropipus*, *Bathynectes* et *Ovalipes* parmi la sous-famille des Macropipinae ; d'autre part entre *Macropipus* (Macropipinae) et les genres *Callinectes* et *Portunus* (Portuninae) ; enfin, les différences entre *Macropipus* (Macropipinae) et *Carcinus* (Carcininae).

Resumen

Las larvas de *Macropipus marmoreus* fueron criadas en el laboratorio desde la eclosión hasta la megalopa. Dichas larvas, que han sido sometidas a diferentes condiciones de temperatura (14° C, 19° C y 25° C) se alimentaron con nauplii de *Artemia salina*. Cada estadio larval fue ilustrado, y todos los apéndices dibujados y descriptos detalladamente.

Se establecieron, también, las siguientes comparaciones morfológicas entre los distintos estadios del desarrollo larval de los distintos Portunidae :

a) entre los géneros *Macropipus*, *Bathynectes* y *Ovalipes* de la sub-familia Macropipinae,

b) entre *Macropipus* (Macropipinae) y *Carcinus* y *Portunus* (Portuninae),

c) entre *Macropipus* (Macropipinae) y *Carcinus* (Carcininae).

Summary

Larvae of *Macropipus marmoreus* (Leach, 1816) were hatched in the laboratory and reared through larval development.

Development in this species included 5 zoeal stages and the megalop. These larvae have been reared at different temperatures (14°C, 19°C and 25°C) ; at 19°C we obtained the best results. The larvae were fed on *Artemia salina* nauplii. Each stage was figured and all apperdages were drawned and described in detail.

We established the following morphological comparisons between the different stages of the larval development of some Portunidae :

a) between the genus *Macropipus*, *Bathynectes* and *Ovalipes* from the Macropipinae sub-family,

b) between *Macropipus* (Macropipinae) and *Callinectes* and *Portunus* (Portunidae),

c) between *Macropipus* (Macropipinae) and *Carcinus* (Carcininae).

BIBLIOGRAPHIE

Boschi, E. E., M. A. Scelzo y B. Goldstein, 1967. — Desarrollo larval de dos especies de Crustáceos Decápodos en el laboratorio, *Pachycheles haigae* Rodrigues Da Costa (Porcellanidae) y *Chasmagnathus granulata* Dana (Grapsidae). *Bol. Inst. Biol. Mar.*, **12**, pp. 1-46, fig. 1-17.

Boschi, E. E., B. Goldstein y M. A. Scelzo, 1968. — Metamorfosis del crustáceo *Blepharipoda doelloi* Schmitt de las aguas de la provincia de Buenos Aires (Decapoda, Anomura, Albuneidae). *Physis*, **27**, 75, pp. 291-311, fig. 1-12.

Boschi, E. E., M. A. Scelzo y B. Goldstein, 1969. — Desarrollo larval del cangrejo *Halicarcinus planatus* (Fabricius) en el laboratorio (Crustacea, Decapoda, Hymenosomidae), con observaciones sobre la distribución geográfica de la especie. *Bull. Mar. Sci.*, **19**, 1, pp. 225-242, fig. 1-9.

Costlow, J. D., 1965. — Variability in larval stages of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Biol. Bull.*, **128**, 1, pp. 58-66.

— & C. G. Bookhout, 1959. — The larval development of *Callinectes sapidus* Rathbun reared in the laboratory. *Biol. Bull.*, **116**, pp. 373-396, fig. 1-11.

— — 1966. — The larval development of *Ovalipes ocellatus* (Herbst) under laboratory conditions. *Journ. Elisha Mitchell Scient. Soc.*, **82**, 2, pp. 160-171, fig. 1-7.

Churchill, E. P., 1942. — The zoeal stages of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. Chesaspeake Biol. Lab., publ. **49**, pp. 1-126.

Lebour, M. C., 1928. — The larval stages of the Plymouth Brachyura. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, pp. 473-560.

Prasad, R. R., & P. R. S. Tampi, 1953. — A contribution to the biology of the blue swimming crab, *Neptunus pelagicus* (Linnaeus) with a note on the zoea of *Thalamita crenata*. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, **51**, pp. 674-689, fig. 1-49.

Roberts, M. H., 1969. — Larval development of *Bathynectes superba* (Costa) reared in the laboratory. *Biol. Bull.*, **137**, 2, pp. 338-351, fig. 1-6.

Thompson, J. V., 1836. — Memoir on the metamorphosis in *Porcellana* and *Portunus*. *Entom. Mag.*, **3**, pp. 275-280.

Williams, Barbara G., 1968. — Laboratory rearing of the larval stages of *Carcinus maenas* (L.) (Crustacea : Decapoda). *Nat. Hist.*, **2**, pp. 121-126.

Williamson, H. C., 1903. — On the larval and early young stages, and rate of growth, of the shore-crab *Carcinus maenas*, Leach. *Rep. Fish. Bd. Scot.*, **3**, pp. 92-120, pl. 1-6.

— 1910. — Report on the larval and later stages of *Portunus holsatus*, Fabr., *Portunus puber*, L., *Portunus depurator*, Leach ; *Hyas areneus* (L.) ; *Eupagurus bernhardus*, L. ; *Galathea dispersa*, Spence Bate ; *Crangon trispinosus* (Hailstone) ; *Cancer pagurus*, L. *Ibid.*, 1909 (1910), pp. 1-20, pl. 1-5.